ПАРАЗИТОЛОГИЯ, VI, 6, 1972

УДК 576.893.192.6

СПЕЦИФИЧНОСТЬ ПИРОПЛАЗМИД

М. В. Крылов и Н. П. Крылова

Всесоюзный научно-исследовательский институт по болезням птиц, Ленинград

В статье дан анализ встречаемости крупных таксономических единиц пироплазмид у крупных систематических групп хозяев, а также проведена оценка приуроченности отдельных видов паразитов к различным видам позвоночных животных. Приведенные материалы показывают, что для определенных семейств пироплазмид характерно паразитирование только в отдельных классах, а для родов — в отдельных отрядах их хозяев. В подавляющем большинстве случаев хозяева, имеющие общих паразитов, находятся в близком филогенетическом родстве.

Одно из наиболее интересных явлений в паразитологии — существование у паразитических организмов приуроченности к определенному кругу хозяев. Анализ этого явления позволяет правильно понять не только пути эволюции различных групп паразитов и их положение в системе, но часто способствует выяснению родственных связей между их хозяевами; кроме того, знания по специфичности могут быть использованы при расшифровке различных сторон взаимоотношений между паразитом и хозяином и для выяснения природных очагов паразитозов, общих для диких, сельскохозяйственных животных и человека.

В связи с тем что до последнего времени не существует единого, четко выраженного мнения по определению понятия «специфичность», мы прежде чем приступить к обсуждению накопленных по специфичности пироплазмид материалов считаем необходимым очень кратко объяснить, в каком понимании этот термин используется нами. Нам представляется наиболее простым и ясным определение специфичности, приведенное в монографии «Общая паразитология» В. А. Догеля (1962), переработанной и дополненной Ю. И. Полянским и Е. М. Хейсиным: «Специфичность можно понимать как приспособленность паразитов к определенному виду или группе видов хозяев (среда обитания), которая проявляется в виде приуроченности паразита к хозяину» (стр. 410). И далее в общей форме: «Специфичность может быть определена как норма реакции на среду, принимая во внимание, однако, что в формировании взаимоотношений между паразитом и хозяином активную роль играет также и организм хозяина» (стр. 410). К этому необходимо еще добавить, что специфичность рассматривается нами как явление, обусловленное экологически, изменяющееся в процессе эволюции в разных направлениях под влиянием различных факторов внешней среды.

О приуроченности пироплазмид к хозяевам мы будем судить по их встречаемости в том или ином хозяине или группе хозяев, принимая во внимание, что встречаемость в ряде случаев не отражает всех возможностей существования паразитов в хозяевах, так как потенциальная специфичность шире реальной, на это указывали еще Киршенблат (1941) и Павловский (1946); мнение Быховского (1957) по этому вопросу очень близко к взглядам упомянутых исследователей.

При анализе степени специфичности пироплазмид не все сведения о них, накопленные к настоящему времени, можно использовать в одинаковой мере, поэтому следует оговорить причины, препятствующие или затрудняющие использование некоторых материалов для решения ряда вопросов в проблеме специфичности этих паразитов.

Вряд ли можно без сомнения рассматривать как специфических хозяев позвоночных, которых удалось заразить только после подавления их защитных механизмов (спленэктомия, использование ионизирующей радиации и т. д.). Что же касается экспериментальных данных по заражению интактных животных, то эти материалы мы решили использовать при анализе специфичности пироплазмид с известной степенью осторожности, давая себе отчет в том, что успешное заражение в силу ряда причин в некоторых случаях может быть неправильно оценено как возможность паразита развиваться в организме данного хозяина, ибо в этих экспериментах, как правило, остается невыясненной дальнейшая судьба паразита в этом хозяине; неясно в этих экспериментах, как отразилось содержание хозяина в неволе на его резистентности. Часто не учитывается возраст, физиологическое состояние, диета и наличие других паразитов у подопытного животного. Между тем восприимчивость и устойчивость хозяина к паразиту может существенно меняться в зависимости от этих факторов.

Очевидно также, что не все материалы по фауне пироплазмид можно использовать для изучения закономерностей расселения этих паразитов по различным группам хозяев. Часть материалов при обсуждении этого вопроса необходимо исключить в связи с тем что имеющиеся сведения по таксономическому положению некоторых пироплазмид вызывают серьезные сомнения. Имеются ошибки при определении видовой принадлежности пироплазмид. Это объясняется прежде всего тем, что у многих видов, относящихся к одному роду, морфологические различия иногда незначительны и практически трудно диагносцируемы, а данные по биологии и физиологии часто отсутствуют из-за сложности постановки экспериментов. В некоторых случаях при определении видовой принадлежности пироплазмид используют критерии, которые не могут рассматриваться как видовые. Например, до сих пор некоторые исследователи для дифференциации видов пользуются методом перекрестной иммунизации, хотя этот критерий как видовой был окончательно дискредитирован еще при установлении иммунологически различных рас у трипаносом. Гоар (1956) предложил для таких внутривидовых популяций даже особый термин «серодемы».

Исходя из вышеизложенного, мы при рассмотрении вопросов, связанных со специфичностью отдельных видов пироплазмид, будем использовать только хорошо изученные виды.

Таксоны выше вида также не все могут рассматриваться при анализе специфичности пироплазмид. Семейство *Luhsidae*, роды *Elleipsisoma*, *Entopolipides*, *Immanoplasma*, *Sauroplasma*, *Francaiella*, *Sogdianella*, *Tunetella* целесообразно исключить из обсуждаемых материалов в связи с тем что самостоятельное существование их сомнительно. Несомненно также, что роды *Echinozoon*, *Anthemosoma* и *Achromaticus* не имеют особого значения при обсуждении закономерности их встречаемости у позвоночных, так как здесь мы имеем дело лишь с единичными находками. Роды *Aegyptianella* и *Pirhemocyton*, первый на основании работ Готе (Gothe, 1967), Берд и Гарнем (Bird and Garnham, 1967), второй, по данным Стибенс и Джонстона (Stehbens and Jonston, 1966), должны быть исключены из типа *Protozoa*.

Таким образом, наиболее уверенно при изучении специфичности пироплазмид можно использовать только роды *Babesia*, *Nuttallia*,[1] *Babesiosoma*, *Dactylosoma* и *Theileria*.

---

[1] Некоторые исследователи до сих пор без всякого к тому основания объединяют роды *Babesia* и *Nuttallia*. Накопленные к настоящему времени данные показывают, что паразиты, относящиеся к этим родам, имеют существенные различия. Нутталлии, как правило, не передаются клещами трансовариально, тогда как для бабезий этот способ передачи характерен. Нутталлии длительное время сохраняются в позвоночном хозяине, бабезии нет. Одни из стадий развития нутталлий в эритроцитах имеют

При рассмотрении встречаемости пироплазмид у крупных таксономических групп хозяев пришлось учитывать пироплазмид, определенных только до рода, иначе все spp. выпали бы из поля зрения, а это не способствовало бы объективной оценке имеющихся материалов.

Достаточно надежным видовым признаком для пироплазмид можно считать специфичность. То, что специфичность — характерный атрибут каждого вида, отчетливо показал Киршенблат (1941). Но и к этому признаку нужно относиться с осторожностью, памятуя о том, что в пределах одного вида хозяина могут встречаться генетически различные по своей устойчивости к заражению паразитами группы.

Нам представляется наиболее удобным начать анализ распространения пироплазмид с ознакомления с материалами о встречаемости этих паразитов в царстве животных и рассмотрения соотношений крупных таксономических единиц паразитов с крупными систематическими группами хозяев, а затем перейти к оценке встречаемости видов пироплазмид у видов их хозяев, последнее лучше сделать на примере млекопитающих, потому что наибольшее число видов пироплазмид обнаружено у *Mammalia*, и, кроме того, пироплазмиды млекопитающих в связи с большим практическим значением лучше изучены.

ВСТРЕЧАЕМОСТЬ СЕМЕЙСТВ И РОДОВ PIROPLASMIDA У КЛАССОВ ИХ ХОЗЯЕВ

Первое, что бросается в глаза при рассмотрении распространения пироплазмид в животном царстве это то, что пироплазмиды обнаружены у животных, относящихся только к двум типам — *Vertebrata* и *Arthropoda*; при этом пироплазмиды значительно шире распространены у позвоночных, захватывая все классы, тогда как у членистоногих они обнаружены только в одном надсемействе *Ixodoidea* класса *Arachnida* [2] (табл. 1). Это обстоятельство, с одной стороны, позволяет предположить, что первыми хозяевами пироплазмид были позвоночные животные, а с другой, — путь пироплазмид к кровепаразитизму начался из кишечника позвоночных, а не членистоногих. Дополнительным аргументом в пользу этой точки зрения служит обнаружение пироплазмид у рыб, где передача паразитов иксодовыми клещами невозможна.

Анализ встречаемости семейств пироплазмид у классов хозяев показывает, что определенные семейства пироплазмид паразитируют только в отдельных классах их хозяев. Представители семейства *Dactylosomidae* обнаружены у рыб, амфибий и рептилий и не найдены у птиц и иксодовых клещей. Описание нового рода *Anthemosoma* Landau, Boulard, Houin (1969) с одним видом *A. garnhami* у млекопитающих и помещение этого рода в семейство *Dactylosomidae* пока нельзя считать вопросом решенным. Вивье и Петипре (Vivier et Petitprer, 1969) на основании изучения ультраструктуры сближают *A. garnhami* с пироплазмидами. Ливейн (Levine, 1971) полагает, что этот паразит больше похож на представителей рода *Plasmodium*.

Относительно широко распространены пироплазмиды из семейства *Babesiidae*; они обнаружены у рептилий, птиц, млекопитающих и *Ixodoidea*, но не найдены у рыб и амфибий.

Паразиты из семейства *Theileriidae* встречаются только у млекопитающих и *Ixodoidea* и не найдены ни у рыб, ни у амфибий, ни у рептилий.

форму мальтийского креста, что также характерно для паразитов этого рода. И наконец, нутталлии не паразитируют у парнокопытных, бабезии же широко распространены у представителей этого отряда млекопитающих (Крылов, 1971).

[2] Можно думать, что среди беспозвоночных пироплазмиды распространены шире, так как до сих пор остается загадочным способ переноса тейлерий северного оленя (*Tarandus rangifer*) и пироплазмид рыб. Предположение о возможности передачи пироплазмид пиявками и представителями из классов *Insecta* и *Crustacea* пока не имеет экспериментального подтверждения.

Таблица 1

Встречаемость семейств и родов *Piroplasmida* у классов их хозяев

Семейства пироплазмид	Роды пироплазмид	Число пироплазмид	Классы хозяев	Роды пироплазмид, обнаруженных у них	Число видов, обнаруженных у них
Dactylosomidae	*Babesiosoma*	12	*Arachnidae*		
	Dactylosoma	9	*Pisces*	*Babesiosoma*	11
				Dactylosoma	2
			Amphibia	*Babesiosoma*	1
				Dactylosoma	5
			Reptilia	*Daclylosoma*	2
			Aves		
			Mammalia		
Babesiidae	*Babesia*	92	*Arachnidae*	*Babesia*	13
	Nuttallia	52		*Nuttallia*	9
			Pisces		
			Amphibia		
			Reptilia	*Nuttallia*	1
			Aves	*Babesia*	2
				Nuttallia	8
			Mammalia	*Babesia*	90
				Nuttallia	43
Theileriidae	*Theileria*	75	*Arachnidae*	*Theileria*	9
			Pisces		
			Amphibia		
			Reptilia		
			Aves		
			Mammalia	*Theileria*	75

Следовательно, даже на уровне крупных таксонов (семейств) у пиронлазмид наблюдается четко выраженная приуроченность к определенным группам хозяев; наиболее узко специализирована группа пироплазмид, относящаяся к семейству *Theileriidae.*

С понижением таксона круг хозяев у пироплазмид сужается. Так, род *Babesiosoma* обнаружен только у рыб и амфибий, род *Babesia* — только у птиц, млекопитающих и иксодовых клещей, род *Theileria* — только у млекопитающих и иксодовых клещей (табл. 1).

Количественный анализ фауны пироплазмид показывает, что наиболее интенсивно пироплазмидами заселены млекопитающие (208 видов), и этот факт позволяет предположить, что либо *Mammalia* — наиболее древняя группа хозяев, либо условия расселения и существования в млекопитающих для пираплазмид наиболее благоприятны по сравнению с таковыми у рыб, амфибий, рептилий и птиц.

В фаунистическом отношении семейства пироплазмид не равноценны относительно друг друга. К процветающей в этом смысле группе пироплазмид относится семейство *Babesiidae* (144 вида), почти в два раза беднее видами семейство *Theileriidae* (75 видов), и значительно меньше видов описано в семействе *Dactylosomidae* (21 вид).

В пределах семейств наиболее богат в количественном и качественном отношении род *Babesia* (92 вида). Это может быть объяснено по крайней мере двумя благоприятными для паразитов рода *Babesia* факторами. Во-первых, хозяева (*Mammalia*), у которых в основном паразитируют представители рода *Babesia*, в настоящий период — одна из наиболее высокоорганизованных групп животных, богатая видами и формами, и во-вторых, у бабезий в процессе эволюции выработались очень выгодные для них отношения с беспозвоночным хозяином — трансовариальная передача. Бабезии могут длительное время сохраняться в переносчике без участия специфического позвоночного хозяина. Уникальные исследования, проведенные в этом направлении Марковым и Абрамовым (1970), показали, что *B. ovis* может в течение 20 лет сохраняться в 44 генерациях клещей *Rhipicephalus bursa*, питавшихся на кроликах.

ВСТРЕЧАЕМОСТЬ РОДОВ PIROPLASMIDA У ОТРЯДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Фауна пироплазмид у млекопитающих изучена относительно лучше, чем у других групп животных, и имеющиеся материалы, на наш взгляд, вполне могут быть использованы для оценки специфичности пироплазмид.

Пироплазмиды найдены у представителей большинства отрядов *Mammalia*. Исключение составляют лишь 5 из 19 отрядов (*Dermoptera*, *Pholidota*, *Cetacea*, *Pinnipedia*, *Sirenia*). Трудно в настоящее время судить, почему нет сообщений о находках пироплазмид у этих групп животных. То ли пироплазмиды не паразитируют у них, то ли животные из этих отрядов из-за особенностей их образа жизни (китообразные, ластоногие, сиреновые) и относительной малочисленности и узкого распространения (шерстокрылые и панголины) плохо обследованы. Мы склонны думать, что последнее обстоятельство более правдоподобно объясняет существующее положение.

Количественый и качественный анализ фауны пироплазмид у различных отрядов млекопитающих проведен в работе Крылова (1971), поэтому в настоящей статье мы не будем подробно останавливаться на этом вопросе. Заметим лишь, что определенные роды пироплазмид паразитируют у отдельных отрядов млекопитающих. Так, нутталлии не обнаружены у представителей отрядов *Artiodactyla*, *Monotremata*, *Chiroptera*, *Edentata*, *Hyracoidea*, *Tubulidentata*, тейлерии — у позвоночных из отрядов *Perissodactyla*, *Proboscidea*, *Hyracoidea*, *Chiroptera*, *Insectivora*, *Marsupialia*, бабезии — у представителей отрядов *Tubulidentata* и *Edentata* (табл. 2). Особенно ценны в этом отношении данные по качественному составу пироплазмид у непарнокопытных и парнокопытных.

Фауна пироплазмид у парнокопытных и непарнокопытных изучена наиболее хорошо в связи с тем что представители этих отрядов либо имеют значение в сельском хозяйстве, либо важны как охотничье-промысловые животные; и отсутствие у парнокопытных нутталлий, а у непарнокопытных тейлерий можно считать хорошо установленным фактом. Эти

Таблица 2

Встречаемость родов *Piroplasmida* у отрядов млекопитающих

Отряды млекопитающих	Число описанных видов пироплазмид			
	Babesia	*Nuttallia*	*Theileria*	Всего
Monotremata	1	0	2	3
Marsupialia	1	1	0	2
Insectivora	2	4	0	6
Dermoptera	0	0	0	
Chiroptera	1 (?)	0	0	1
Primates	6	1	1	8
Edentata	0	0	1	1
Pholidota	0	0	0	
Lagomorpha	2	1	1	4
Rodentia	24	24	6	54
Cetacea	0	0	0	
Carnivora	19	10	4	33
Pinnipedia	0	0	0	
Tubulidentata	0	0	1	1
Proboscidea	1	1	0	2
Hyracoidea	1	0	0	1
Sirenia	0	0	0	
Perissodactyla	2	1	0	3
Artiodactyla	30	0	59	89

наблюдения показывают, то нутталлии и тейлерии — хорошо очерченные группы паразитов и что их формирование шло самостоятельно у различных отрядов млекопитающих.

ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ВИДОВ PIROPLASMIDA У ИХ ХОЗЯЕВ

При первом взгляде на материалы по специфичности отдельных видов пироплазмид может создаться впечатление, что пироплазмиды обладают весьма широкой специфичностью. Однако анализ случаев описания широкой специфичности пироплазмид при внимательном изучении показывает, что либо часть из них ошибочна, либо эксперименты выполнены на животных с искусственно подавленной резистентностью.

Экспериментально установлено, что заражение одним и тем же видом пироплазмид позвоночных животных, относящихся к разным классам, не удается. Так, мы не смогли передать *N. musculi* — паразита мышей (*Mus musculus*) ни амфибиям (*Rana temporaria*), ни пресмыкающимся (*Lacerta vivipara*), ни птицам (*Colubma domestica*, *Gallus domesticus*) (табл. 3).

В большинстве случаев остаются безуспешными попытки заразить одним и тем же видом пироплазмид животных из различных отрядов даже одного класса без подавления их естественной резистентности. Известны лишь три случая, когда интактных животных заразили пироплазмидами, выделенными от животных, относящихся к другим отрядам. *Mesocricetus auratus* была перевита *Babesia* sp., выделенная от человека (Ristic and oth., 1971). К этому сообщению следует относиться осторожно, так как бабезия, обнаруженная у человека, не идентифицирована. Филипс и Мак Кемпбел (Phillips and Mc Campbell, 1908) нашли *B. commune* у собаки и морской свинки, однако за прошедшие 64 года никто не смог подтвердить эту работу, скорее всего мы имеем здесь дело с диагностической ошибкой. Эшлиман и Зутер (Aeschlimann and Suter, 1965) удалось заразить *N. rodhaini* из грызуна *Thamnomys surdaster* кролика. Оба хозяина относятся к разным, но очень близким в филогенетическом отношении отрядам (*Rodentia* и *Lagomorpha*). Сообщение Шкрабало и Деановича (Škrabalo and Deanović, 1957) и Фитцпатрик и др. (Fitzpatrick and oth., 1968) о спонтанном заражении людей *B. divergens*, экспериментальная работа Гарнем и Брей (Garnem and Bray, 1959) по заражению этим паразитом шимпанзе (*Pan troglodytes verus*), находка *Nuttallia* sp. (Scholtens and oth., 1968) у человека, а также экспериментальное заражение *B. hylomysci* — паразитом *Macaca mulatta*, несмотря на свою сенсационность, не могут рассматриваться как доказательство того, что *B. divergens* паразитирует у человека и крупного рогатого скота, *Nuttallia* sp. — паразит, общий для плотоядных и человека, а *B. hylomysci* паразитирует у грызунов и приматов, так как во всех случаях и у людей, и у обезьян была удалена селезенка. Предположение, что человек переболевает пироплазмидозами бессимптомно, при проверке пока не подтвердилось (Garnham and oth., 1969).

Многочисленные попытки заразить животных из различных отрядов одним и тем же видом пироплазмид, предпринятые различными исследователями, были безуспешными. Муратов и Шахматов (1970) не смогли перевить *N. musculi* из домовых мышей крупному рогатому скоту (*Bos taurus*), собаке, овце (*Ovis aries*), козе (*Capra hircus*), лисе (*Vulpes vulpes*), ежу (*Hemiechinus auritus*). *N. tadzhikistanica* — паразитом краснохвостых песчанок (*Meriones erythrourus*) не удалось заразить крупный рогатый скот, а *B. bovis* — паразита крупного рогатого скота перевить спленэктомированным краснохвостым песчанкам (Муратов, Крылов, 1963). Якимов (1909) безуспешно пытался перенести *N. ninense* — паразита ежа (*Erinaceus europaeus*) на собак, кроликов, морских свинок, белых мышей; не удалось заразить этим паразитом спленэктомированного кролика и белых мышей (Ли и Черникова, 1962). Бефорт и др. (Bafort a. oth., 1970) не смогли заразить *B. hylomysci* — паразитом грызуна *Hylomiscus stella* собаку, кошку и *Pipistrellus pipistrellus*. Холбрук и Фрерикс (Holbrook and Frerichs,

Таблица 3

Специфичность некоторых видов пироплазмид

Вид паразита	Вид хозяина, в котором паразит обнаружен впервые	Вид животного, на котором изучалась возможность паразитирования пироплазмид	Результат экспериментального или спонтанного заражения	Авторы
Babesia bigemina	*Bos taurus*	*Bos taurus indicus*	++	Knuth, du Toit (1921) (по Neitz, 1956); Clark (1918) (по Neitz, 1956); Clark, Zetek (1925) (по Neitz, 1956); Clark, Zetek (1925) (по Neitz, 1956); Enigk, Friedhoff (1963a)
		Bubalus bubalis	++	
		Odocoileus virginianus chiriquensis	+	
		Mazana americana reperticia	+	
		Gasella soemmerringi *	+	
		Cervus (Dama) dama	—	
		Cervus elaphus elaphus	—	
		Ovis aries	—	
		Capra hircus	—	
		Meriones erythrourus *	—	Муратов, Крылов, (1963)
Babesia canus	*Canis familiaris*	*Vulpes vulpes*	++	Schoop, Dedie (1938); Павлова, Тюльпанова (1963)
		Canis (Thos) mesomelas mesomelas	++	Neitz, Steyn (1947)
		Canis latrans frustar	++	Ewing, Buckner, Stringer (1964)
Babesia capreoli	*Capreolus capreolus*	*Cervus (Dama) dama*	++	Enigk, Friedhoff (1962a, 1963a)
		Cervus elaphus elaphus	++	
		Bos taurus *	++	
		Ovis aries *	—	
		Capra hircus *	—	
Babesia divergens	*Bos taurus*	*Homo sapiens* *	+++	Škrabalo, Deanovič (1957); Fitzpatrick, Kennedy, Mc Geon, Oreopoulos, Robertson, Soyannwo (1968)
		Pan troglodites verus *	+	Garnham, Bray (1959)
		Cervus (Dama) dama *	+	Enigk, Friedhoff (1962b)
		Cervus elaphus elaphus *	+	
		Capreolus capreolus *	+	
		Ovis musimon *	+	
		Ovis aries *	—	
		Capra hircus *	—	
		Rangifer tarandus	++	Nilsson, Nordkvist, Ryden (1965)
Babesia herpailuri	*Felis (Herpailurus) yaugouroundi*	*Canis familiaris*	+	Dennig (1967)
		Felis catus	+	
		Mustela putorius furo	—	
Babesia hulomysci	*Hylomyscus stella*	*Mus musculus*	+	Bafort, Molyneux (1970)
		Rattus norvegicus	+	Bafort, Timperman, Molyneux (1970)
		Mesocricetus auratus	+	
		Mastomys natalensis	+	
		Mastomys catton	+	
		Sigmodon hispodus	+	
		Acomys camerinus	+	
		Peromyscus maniculatus	+	
		Clethrionomys glareolus	+	
		Meriones unguiculatus	+	
		Meriones shawi	+	
		Lagurus lagurus	+	
		Cricetulus griseus	+	
		Apodemus sylvaticus	+	
		Eutamias asiaticus	+	
		Oryctolagus sp.*	—	
		Thamnomys surdaster *	—	

Таблица 3 (*продолжение*)

Вид паразита	Вид хозяина, в котором паразит обнаружен впервые	Вид животного, на котором изучалась возможность паразитирования пироплазмид	Результат экспериментального спонтанного заражения	Авторы
		Praomys jacksoni *	—	
		Cavia porcella (=Covis cobayae) *	—	
		Microtus agrestis *	—	
		Cercopithecus aethiops *	—	
		Macaca mulatta *	+	
		Canis familiaris	—	
		Felis catus	—	
		Pipistrellus pipistrellus	—	
Babesia mephitis	*Mephitis mephitis*	*Mus musculus*	—	Holbrook, Frerichs (1970)
		Rattus rattus	—	
		Cavia porcella	—	
		Mesocricetus auratus	—	
		Canis familiaris	—	
		Bos taurus	—	
Babesia motasi	*Ovis aries*	*Euuys caballus*	—	Enigk, Friedhoff, Wirahadiredja (1964)
		Bos taurus *	+	
		Capra hircus *	+	
		Ovis musimon	+	
		Cervus elaphus elaphus *	+	
		Cervus (Dama) dama	+	
		Cervus (Dama) dama *	—	
		Gazella soemmeringi *	—	
Babesia ovis	*Ovis aries*	*Capreolus capreolus* *	++	Матикашвили (1942),
		Ovis ammon polii	+	Enigk, Friedhoff, Wirahadiredja (1964)
		Cervus elaphus elaphus *		
		Cervus (Dama) dama	+	
		Gazella soemmeringi *	—	
		Capra hircus *	+	Ганиев (1970)
Babesia sp.	*Homo sapiens*	*Macaca mulatta* *	+	Ristic, Conroy, Siwe, Healy, Smith, Huxsoll (1971)
		Mesocricetus auratus	++	
		Canis familiaris	—	
Nuttallia herpestedis	*Herpestes ichneumon*	*Canis familiaris*	—	van Peenen, Hoogstraal, Duncan, Ryan (1968)
Nuttallia musculi	*Mus musculus*	*Spermophilopsis leptodactylus*	+++	Муратов (1966); Муратов, Шахматов (1970)
		Bos taurus	—	
		Canis familiaris	—	
		Oryctolagus cuniculus	—	
		Meryones erythrourus	—	
		Rattus turkestanicus	—	
		Ovis aries	—	
		Capra hircus	—	
		Rattus norvegicus var. *albinos*	—	
		Vulpes vulpes	—	
		Cavia porcella	—	
		Hemiechinus auritus	—	
		Chinchilla chinchilla	—	
		Rhombomys opimus	—	Надыров (1968),
		Mesocricetus auratus	—	Наши данные
		Rattus norvegicus var. *albinos*	—	
		Oryctolagus cuniculus	—	
		Gallus domesticus	—	
		Columba domestica	—	
		Lacerta vivipara	—	
		Rana temporaria	—	

Таблица 3 (*продолжение*)

Вид паразита	Вид хозяина, в котором паразит обнаружен впервые	Вид животного, на котором изучалась возможность паразитирования пироплазмид	Результат экспериментального или спонтанного заражения	Авторы
Nuttallia ninense	*Erinaceus europeuas*	*Canis familiaris*	—	Якимов (1909)
		Oryctolagus cuniculus	—	
		Cavia porcella	—	
		Mus musculus var *albinos*	—	
		Oryctolagus cuniculus *	—	Ли, Черникова (1962)
		Mus musculus var. *albinos* *	—	
Nuttallia rodhaini	*Thamnomys surdaster*	*Mus musculus* var. *albinos*	+	Van den Berghe, Vincke, Chardome, Bulke (1950)
		Tatera nyassae	+	Aeschlimann, Suter (1965)
		Mesocricetus auratus	+	
		Stratomys opimus	+	
		Sigmodon hispidus	+	
		Meriones lybicus	+	
		Mus musculus var. *albinos*	+	
		Rattus norvegicus var. *albinos*	+	
		Oryctolagus cuniculus	+	
		Cricetomys gambianus	+	
Nuttallia sp.	*Homo sapiens* *	Серологически с *B. canis* давала положительные реакции в титрах 1 : 80 и 1 : 640		Scholtens, Braff, Healy, Gleason (1968)
Nuttallia tadzhikistanica	*Meriones erythrourus*	*Bos taurus*	—	Муратов, Крылов (1963)
		Oryctolagus cuniculus	—	
		Cavia porcella	—	
		Mus musculus var. *albinos**	—	Крылов (1965)
		Rattus norvegicus var. *albinos**	—	
Theileria nulata	*Bos taurus*	*Bubalus bubalus*	+	Марутян (1955)
		Cervus elaphus bactrianus	—	Крылов (1962)
Theileria parva	*Bos taurus*	*Syncerus caffer*	+	Brocklesby (1964)
		Mesocricetus auratus	—	Brocklesby, Vidler (1961)
			—	
		Oryctolagus cuniculus	—	
		Rattus natalensis	—	
		Arvicanthis abyssinicus	—	
		Pan troglodites verus *	—	Bray, Garnham (1961)
		Cercocebus torquatus atys *	—	
		Macaca mulatta	—	

Примечание. * спленэктомированные животные, — животное не удалось заразить, + слабая паразитемия, ++ средняя паразитемия, +++ сильная паразитемия.

1970) не воспроизвели заражение *B. mephitis* из *Mephitis mephitis* собак, крупного рогатого скота и лошадей. Подобных примеров можно привести больше (табл. 3).

Между иксодовыми клещами, парнокопытными, непарнокопытными, плацентарными хищными и грызунами имеются довольно тесные биоценотические взаимоотношения. Во-первых, в большинстве случаев совпадают ареалы этих животных; во-вторых, иксодовые клещи, у которых жизненный цикл осуществляется по двух- и трех-хозяинному типу, в личиночной и реже в нимфальной фазах питаются, как правило, на грызунах, а в имагинальной и частично в нимфальной фазах — на парнокопытных, непарнокопытных и плацентарных хищных и, следовательно, могут инокулировать и, вероятно, инокулируют при питании крупным млекопитающим пироплазмид, которыми они заражаются в личиночной и нимфальной фазах от грызунов. Вышеизложенное позволяет предположить, что у этих групп животных могут быть общие паразиты из отряда *Piroplasmida*, однако, как мы видим, эти предположения не подтверждаются, и, несмотря на тесный контакт, у систематически далеких групп животных, как правило, не паразитируют общие виды пироплазмид.

Анализ экспериментальных работ и отдельных наблюдений по встречаемости одних и тех же видов пироплазмид у животных из различных отрядов показывает, что в большинстве случаев определенные виды пироплазмид приурочены к паразитированию у хозяев, относящихся только к одному отряду.

Не всегда удается перенос пироплазмид между животными, даже близкими в филогенетическом отношении. Мы не смогли заразить *N. tadzhikistanica* из краснохвостых песчанок спленэктомированных белых мышей и белых крыс, а *N. musculi* из белых мышей интактных *M. auratus* и белых крыс. Энигк и Фридхоф (Enigk, Friedhoff, 1962a, 1962b) не вызвали заражение паразитом крупного рогатого скота *B. divergens* у спленэктомированных овец и коз, а *B. capreoli* из *C. capreolus* у спленэктомированных овец, коз и крупного рогатого скота. *B. bigemina* из крупного рогатого скота не заражает спленэктомированных *C. dama* и интактных *C. elaphus elaphus*, овец и коз (Enigk, Friedhoff, 1963a).

Наряду с этим установлены факты, когда один вид пироплазмид паразитирует у нескольких видов позвоночных животных; при этом в большинстве случаев между хозяевами прослеживается та или иная степень родства.

Иногда хозяева относятся к разным семействам одного отряда. Так, *B. divergens* может паразитировать у крупного рогатого скота и северного оленя, *B. ovis* — у овец и *C. dama*, *N. musculi* — у белых мышей и тонкопалого суслика (*Spermophilopsis leptodactylus*). В других случаях хозяева принадлежат к одному семейству. *B. rodhaini*, выделенная из древесных крыс (*Thamnomys surdaster*), паразитирует у белых мышей, белых крыс и *Cricetomys gambianus*; *B. capreoli* заражает *C. capreolus*, *C. dama* и *C. elaphus elaphus*; *Th. parva* паразитирует у крупного рогатого скота и *Syncerus caffer*; *Th. annulata* заражает крупный рогатый скот и *Bubalus bubalus*. И наконец отмечается еще более близкое родство между позвоночными хозяевами пироплазмид, когда они относятся к одному роду. *B. ovis* паразитирует у овец и архаров (*O. ammon polii*); *B. motasi* заражает овец и муфлонов (*O. musimon*); *B. canis* паразитирует у собак и *Canis latrans frustar*; *B. herpailuri* — паразита *Felis yaugouroundi* удается передать домашней кошке.

При рассмотрении материалов по встречаемости пироплазмид у различных хозяев нельзя не обратить внимание на специфичность как один из критериев при диагностике вида у этих патогенных одноклеточных. Правильная оценка роли этого признака и относительной его ценности в сочетании с другими признаками совершенно необходима при описании новых видов пироплазмид.

В настоящее время при описании новых видов пироплазмид различные исследователи поступают по-разному. Одни (а их большинство) при обнаружении впервые у позвоночного хозяина пироплазмид относят их к новому виду; другие поступают осторожней и приводят определение только до рода, надеясь, что в дальнейшем вопрос о видовой самостоятельности прояснится; третьи считают, что нет никакого основания описывать новые виды пироплазмид из систематически близких хозяев, по их мнению, лучше обнаруженных вновь паразитов относить к виду, впервые описанному из систематически близкого хозяина.

Легче всего показать, что сторонники первой точки зрения подвергаются большой опасности описать не существующие реально виды. Эта опасность возникает в связи с тем что у позвоночных хозяев, близких в систематическом отношении, могут быть общие виды пироплазмид.

Едва ли можно согласиться также с исследователями, относящими вновь найденных паразитов к известным видам из родственных хозяев. Известно, что оленя *Odocoileus virginianus* можно заразить *B. bigemina*, паразитирующей у крупного рогатого скота, и нахождение у этого оленя бабезий, морфологически похожих на *B. divergens*, также паразитирующих у крупного рогатого скота, могло бы служить основанием, по мнению сторонников рассматриваемой точки зрения, для отнесения обнаруженного паразита к виду *B. divergens.* Однако Эмерсон и Райт (Emerson and Wright, 1968) показали, что этим паразитом невозможно заразить даже спленэктомированных телят крупного рогатого скота. Этот пример показывает, что у систематически близких хозяев могут быть как общие виды пироплазмид, так и различные, морфологически очень похожие.

Не менее наглядно возможность ошибки при описании одного вида пироплазмид для систематически близких хозяев может быть продемонстрирована на примере с нутталлиями песчанок. Бернет и Бруклесби (Barnett and Brocklesby, 1968) и к ним присоединяется Ливейн (Levine, 1971) нутталлий, найденных у песчанок, относят к одному виду *N. danii*, описанному, по их мнению, ранее всех Тсуром и др. (Tsur and oth., 1960).[3]

Рассмотрим внимательно, действительно ли это так. Описанные у трех видов песчанок нутталлии (*N. rhombomis* Celischev, 1950; *N. danii* Tsur, Hadani, Pipano, 1960; =*N. adleri* Feldman-Mühsam, 1962; *N. tadzhikistanica* Krylov et Zanina, 1963) имеют существенные биологические различия, которые служат основанием считать все эти три вида нутталлий самостоятельными. *N. rhombomis* переносится клещом *Dermacentor daghestanicus* (Галузо, Целищева, Нецецкий, 1959), тогда как *N. tadzhikistanica* этим клещом не передается. Такое же биологическое различие у *N. tadzhikistanica* с *N. danii*:*N danii* передается клещом *Rhipicephalus sanguineus* (Feldman-Mühsam, 1958), а *N. tadzhikistanica* этим видом клеща не переносится. Кроме того, у *N. danii* и *N. tadzhikistanica* имеются различия в продолжительности инкубационного периода. Инкубационный период у *N. tadzhikistanica* длиннее, чем у *N. danii.* Первые паразиты в крови краснохвостовых песчанок обнаруживаются микроскопически не ранее 14-го дня после подсадки зараженных клещей и на 16-й день при подкожном заражении инвазированной кровью, тогда как *N. danii* при заражении через клещей микроскопически в крови позвоночного хозяина обнаруживается на 6-й день, а при заражении кровью даже через 24 часа (Tsur, Hadani, Pipano, 1963).

Рассмотренные материалы делают невозможным объединение этих трех видов нутталлий, и соображения Барнета и Бруклесби ничего, кроме путаницы, в решение вопроса о видовой самостоятельности нутталлий, описанных у песчанок, не вносят.

При решении вопроса о самостоятельности того или иного вида пироплазмид необходимо помнить не только то, что в родственных хозяевах могут паразитировать одни и те же виды, но и то, что в одном виде хозяина может существовать несколько видов пироплазмид, относящихся к одному роду.

Следовательно, использование материалов по специфичности при решении вопроса о видовой самостоятельности у пироплазмид в ряде случаев должно сочетаться с учетом других признаков (продолжительности препатентного и патентного периодов при заражении инвазированной кровью и через клещей, динамики паразитемии, особенностей развития в позвоночном и беспозвоночном хозяевах).

Литература

Быховский Б. Е. 1957. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—509.

Галузо И. Г., Целищева Л. М. и Нецецкий А. М. 1959. Клещи иксодидес в Казахстане и республиках Средней Азии. Матер. IV Междунар. региональной конф. стран Азии по паразитарн. болезням животных. Изд. МСХ СССР, М. : 278—293.

Ганиев И. М. 1970. Опыты по идентификации пироплазмид и анаплазм овец и коз в Дагестанской АССР. Тр. Всесоюзн. инст. экспер. ветер., 28 : 157—161.

Догель В. А. 1962. Общая паразитология. Изд. Ленингр. унив., Л. : 1—464.

---

[3] Авторам, видимо, неизвестна работа Целищева (1950), в которой он описал из большой песчанки вид *N. rhombomis.*

Киршенблат Я. Д. 1941. Специфичность паразитов к хозяевам. Усп. совр. биол., 14 (2) : 272—294.

Крылов М. В. 1962. Theileria lotozkyi sp. n. из крови тугайного оленя (Cervus elaphus bactryanus Lyd.). ДАН ТаджССР, 5 (5) : 46—48.

Крылов М. В. 1965. Развитие и некоторые биологические особенности пироплазмид. Автореф. докт. дисс. Зоол. инст. АН СССР, Л. : 1—32.

Крылов М. В. 1971. Некоторые вопросы зоогеографии и филогении Piroplasmida. Паразитол., 5 (3) : 201—208.

Крылов М. В. и Занина З. Л. 1963. Smithia tadzhikistanica n. sp. из краснохвостой песчанки (Meriones erythrourus Gray, 1842). Тр. Инст. зоол. и паразитол. АН ТаджССР, 24 : 129—133.

Ли Н. П. и Черникова М. П. 1962. Нутталлиоз ежей в Самаркандском районе Узбекистана. Зоол. журн., 41 (1) : 132—133.

Марутян Е. М. 1955. Тейлериоз буйволов. Тр. Арм. н.-иссл. ветер. инст., 8 : 77—80.

Матикашвили И. Л. 1942. Заражаемость архара (Ovis polii karelini Sever.) овечьим пироплазмозом. Тр. Груз. зооветер. инст., 4 : 206—208.

Марков А. А. и Абрамов И. В. 1970. Итоги 20-летних наблюдений повторных циклов развития Babesia ovis в 44 поколениях Rhipicephalus bursa. Тр. Всесоюзн. инст. экспер. ветер., 38 : 5—14.

Муратов Е. А. 1966. Кровепаразиты рода Nuttallia Franca от домовой мыши (Mus musculus Lin.). ДАН ТаджССР, 9 (5) : 34—37.

Муратов Е. А. и Крылов М. В. 1963. Изучение некоторых вопросов биологии Smithia tadzhikistanica (сем. Piroplasmidae) из краснохвостой песчанки (Meriones erythrourus). ДАН ТаджССР, 6 (1) : 49—52.

Муратов Е. А. и Шахматов Г. Н. 1970. Восприимчивость животных к Nuttallia musculi. Ветеринария, 2 : 65.

Надыров С. А. 1968. Nuttallia musculi Muratov, 1966 — паразит белых мышей. Паразитол., 2 (4) : 369—371.

Павлова Н. В. и Тюльпанова А. Ф. 1963. Восприимчивость лисиц к пироплазмозу собак. Тр. Всесоюзн. инст. экспер. ветер., 28 : 242—245.

Павловский Е. Н. 1946. Условия и факторы становления организма хозяином паразита в процессе эволюции. Зоол. журн., 25 (4) : 289—304.

Целищев А. А. 1950. Новый вид гемоспоридий у грызунов (Rhombomys opimus). ДАН СССР, 74 (4) : 867—868.

Якимов В. Л. 1909. Клещи и пироплазмозы ежей. Арх. ветер. наук, 7 : 1—7.

Aeschlimann A. and Suter H. 1965. Concerning «Babesia» rodhaini. Acta trop., Basel, 22 (4) : 302—320.

Bafort J. M. and Molyneux D. H. 1970. The biology of a new Babesia species transmissible to laboratory mice. Second Internat. Congr. Parasitol., 56 (4), sect. II, part 1 : 15—16.

Bafort J. M., Timperman G. and Molyneux D. H. 1970. Babesia hylomysci n. sp., new Babesia from the Congo transmissible to mice. Ann. Soc. Bélge med. trop., 50 (3) : 301—317.

Barnett S. F. and Brocklesby D. W. 1968. Some piroplasms of wild mammals. Symp. Zool. Soc. London, 24 : 159—175.

Berghe van den L., Vinke J. H., Chardome M. et Bulke van den M. 1950. Babesia rodhaini n. sp. d'un rongeur Congo Bélge, transmissible á la souris blanche. Ann. Soc. Bélge med. trop., 30 : 83—86.

Bird R. G. and Garnham P. C. C. 1967. Aegyptianella pullorum Carpano, 1928 — fine structure and taxonomy. J. Protozool., 14, suppl. : 42.

Bray R. S. and Garnham P. C. C. 1961. Failure to infect spleenectomized primates with Theileria parva. J. Parasitol., 47 (4) : 538.

Brocklesby D. W. 1964. Parasites of the family Theileriidae of the African buffalo occuring in East Africa. Thesis Vet. Fac. Univ. Zürich : 114.

Brocklesby D. W. and Vidler B. O. 1961. Attempts to infect some small laboratory animals with Theileria parva. Res. Vet. Sci., 2 (3) : 285—287.

Dennig H. K. 1967. An unknown Babesia species in a jaguarondi (Her pailurus yaguarondi). Kleitier-Prax., 12 : 146, 149, 150, 152.

Emerson H. R. and Wright W. T. 1968. The isolation of a Babesia in whiteteiled derr. Bull. Wildlife Disease Assoc., 4 (4) : 142—143.

Enigk K. und Friedhoff K. 1962a. Babesia capreoli n. sp. beim Reh (Capreolus capreolus L.). Z. Tropenmed. u. Parasitol., 13 (1) : 8—20.

Enigk K. und Friedhoff K. 1962b. Zur Wirtsspezifität von Babesia divergens (Piroplasmidea). Z. Parasitenk., 21 (4) : 238—256.

Enigk K. und Friedhoff K. 1963a. Zur Wirtsspezifität von Babesia bigemina (Piroplasmidea). Z. Tropenmed. u. Parasitol., 14 (4) : 502—506.

Enigk K. und Friedhoff K. 1963b. Zur Empfänglichkeit von Rot- und Damhirsch für Babesia capreoli (Piroplasmidea). Z. Tropenmed. u. Parasitol., 14 (1) : 57—62.

Enigk K., Friedhoff K. und Wirahadiredja S. 1964. Zur Wirtsspezifität von Babesia ovis (Piroplasmidea). Z. Parasitenk., 24 (3) : 309—318.

Ewing S. A., Buckner R. G. and Stringer B. G. 1964. The coyote, a potential host for Babesia canis and Ehrlichia sp. J. Parasitol., 50 (5) : 704.

Feldman-Mühsam B. 1958. A note on the transmission of Nuttallia of Meriones shawi by tick Rhipicephalus secundus. J. Protozool., 5 (3) : 225—226.

Feldman-Mühsam B. 1962. On Nuttallia adleri of Meriones tristrami. Internat. Congr. Ent., 9 (3) : 91—94.

Fitzpatrick J. E. P., Kennedy C. C., McGeon M. G., Oreopoulos D. G., Robertson J. H. and Soyannwo M. A. O. 1968. Human case of piroplasmosis (babesiosis). Nature, 217 (5131) : 861—862.

Garnham P. C. C. and Bray R. S. 1959. The susceptibility of the higher primates to piroplasms. J. Protozool., 6 (4) : 352—355.

Garnham P. C. C., Donnelly J., Hoogstraal H., Kennedy C. C. and Walton G. A. 1969. Human babesiosis in Ireland: Further observation and the medical significance of this infection. Brit. Med., J. 4 (5686) : 768—770.

Gothe R. 1967. I. Zur Entwicklung von Aegyptianella pullorum Carpano, 1928 in der Lederzecke Argas (Persicargas) persicus (Oken, 1818) und Übertragung. II. Untersuchungen über die Entwicklung und den Infektionsverlauf von Aegyptianella pullorum Carpano, 1928 im Huhn. III. Ein Beitrag zur systematischen Stellung von Aegyptianella pullorum Carpano, 1928. Z. Protistenk., 29 (2) : 113—118, 119—129, 149—158.

Holbrook A. A. and Frerichs W. M. 1970. Babesia mephitis sp. n. (Protozoa: Piroplasmida), a hematozoan parasite of the striped skunk, Mephitis mephitis. J. Parasitol., 56 (5) : 930—931.

Hoare C. A. 1956. (Гоар С. А.) Внутривидовые экологические категории у паразитических простейших. Зоол. журн., 35 (8) : 1113—1117.

Landau I., Boulard I. et Houin R. 1969. Anthemosoma garnhami n. g. n. sp., premier Dactylosomidae connu chez un mammifére. C. R. Acad. Sci., D268 (5) : 873—875.

Levine N. D. 1971. Taxonomy of the piroplasms. Trans. Amer. Microsc. Soc., 90 (1) : 2—33.

Neitz W. O. 1956. Classification, transmission and biology of piroplasms of domestic animals. Ann. N. Y. Acad. Sci., 64 (2) : 57—111.

Neitz W. O. and Steyn. 1947. The transmission of Babesia canis Piana et Galli-Valerio, 1896, to the black jackal. J. South. Afr. Vet. Med. Assoc., 18 : 1—12.

Nilsson O., Nordkvist M. and Ryden L. 1965. Experimental Babesia divergens infection in reindeer (Rangifer tarandus). Acta Vet. Scand., 6 (4) : 353—359.

Peenen van, P. F. D., Hoogstraal H., Duncan J. F. and Ryan P. F. 1968. Hematozoa from mammals of South Vietnam. J. Protozool., 15 (3) : 608—614.

Phillips J. M. and McCampbell E. F. 1908. Infections jaundice due to Piroplasma commune. (Prel. comm.). Zbl. Bakt., 1 (47) : 592—608.

Ristic M., Conroy J. D., Siwe S., Healy G. R., Smith A. R. and Huxsoll D. L. 1971. Babesia species isolated from a woman with clinical babesiosis. Amer. J. Trop. Med. a. Hyg., 20 (1) : 14—22.

Scholtens R. G., Braff E. H., Healy G. R. and Gleason N. 1968. A case of babesiosis in man in the United States. Amer. J. Trop. Med. a. Hyg., 17 (6) : 810—813.

Schoop G. und Dedie R. 1938. Übertragung von Babesia canis auf Füchse. Deutche Tierärtzl. Wochenschr., 46 (6) : 88—90.

Skrabalo Z. and Deanovič Z. 1957. Piroplasmosis in man. Report on a case. Docum. med. geogr. trop., 9 : 11—16.

Stehbens W. E. and Johnston M. R. L. 1966. The viral nature of Pirhemocyton tarentolae. J. Ultrastr. Res., 15 : 543—554.

Tsur I., Hadani A. and Pipano E. 1960. Nuttallia danii n. sp., a haemoprotozoan from the gerbil (Meriones tristrami shawii). Ref. Vet., 17 (4) : 236—244.

Tsur I., Hadani A. and Pipano E. 1963. Nuttallia danii — a haemoprotozoan from the gerbil and its transmission by the tick Hyalomma excavatum. J. Protozool., 10, suppl. : 34.

Vivier E. et Petitprer A. 1969. Observations ultrastructurales sur l'haematozoaire Anthemosoma garnhami et examen de critéres morphologiques utilisables pour la taxonomie chez les sporozoaires. Parasitologica, 5 (3) : 363—379.

SPECIFICITY OF PIROPLASMIDS

M. V. Krylov and N. P. Krylova

SUMMARY

An analyisis is given of the occurrence of large taxonomic units of piroplasmids in large taxonomic groups of hosts. The adaptation of some species of these parasites to different species of vertebrate animals was evaluated too. These studies have shown that certain families of piroplasmids normally parasitise only definite classes and genera only definite orders of their hosts. In most cases hosts having common parasites are very close phylogenetically.